昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*，December 2003，46（6）：684－690　ISSN 0454-6296

单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶的影响

陈凤菊，高希武*，雷明庆，郑炳宗
（中国农业大学昆虫学系，北京　100094）

摘要：通过培养基混药法，研究了植物次生物质单宁酸对棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Hübner）谷胱甘肽 S-转移酶活性的影响。谷胱甘肽 S-转移酶活性随棉铃虫发育期的进程而变化，在卵期最低，5 龄、6 龄幼虫和成虫期最高。用含 0.005% 单宁酸的饲料饲喂棉铃虫后，5 龄和 6 龄幼虫的谷胱甘肽 S-转移酶活性明显降低，分别为对照的 59% 和 67%。单宁酸低剂量、短时间处理棉铃虫幼虫，可诱导中肠和脂肪体中的谷胱甘肽 S-转移酶的活性增加，高剂量或低剂量长时间处理没有诱导增加作用，甚至还有抑制作用。单宁酸连续处理 4 代，对棉铃虫 6 龄幼虫中肠谷胱甘肽 S-转移酶均有抑制作用，对脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶活性无明显影响或有抑制作用。单宁酸处理的第 4 代幼虫对溴氰菊酯的敏感度有增加的趋势，对甲基对硫磷的敏感度没有明显改变。

关键词：棉铃虫；植物次生物质；单宁酸；谷胱甘肽 S-转移酶；诱导
中图分类号：Q965.9　**文献标识码**：A　**文章编号**：0454-6296（2003）06-0684-07

Effects of tannic acid on glutathione S-transferases in *Helicoverpa armigera* (Hübner)

CHEN Feng-Ju，GAO Xi-Wu*，LEI Ming-Qing，ZHENG Bing-Zong（Department of Entomology，China Agricultural University，Beijing　100094，China）

Abstract: The effects of tannic acid on the specific activity of glutathione S-transferases（GSTs）in the cotton bollworm，*Helicoverpa armigera*（Hübner）fed on artificial diet with tannic acid were investigated. The results showed that the specific activity of GSTs was lowest in the egg stage and highest in the 5th－6th instars of the cotton bollworm. When cotton bollworms were treated with 0.005% tannic acid，the specific activity of GSTs in the 5th and 6th instars was greatly reduced（59% and 67% of the control respectively），while it was induced in the 3rd instar and not different from the control in other developmental stages. The effects of tannic acid on GSTs specific activity were dependent on dosage and time. Low dosage and/or short time of treatment with tannic acid induced high level of GSTs specific activity in both midgut and fat body，while high dosage and/or long time of treatment either depressed GSTs activity or had no effect on it. When cotton bollworms were fed on artificial diet with tannic acid over 4 continuous generations，their GSTs specific activity in the 6th instar was all depressed in midgut，while either depressed or not different from control in fat body. After 4 generations treatment with tannic acid，the larvae of cotton bollworms were more susceptible to deltamethrin，but had no significant difference in susceptibility to parathion-methyl.

Key words: *Helicoverpa armigera*；allelochemicals；tannic acid；glutathione S-transferases；induction

谷胱甘肽 S-转移酶（GSTs）是催化还原性谷胱甘肽（GSH）与具有亲电子基团的化合物进行轭合反应的一类酶。该酶在自然界普遍存在，在脊椎动物、无脊椎动物和植物对异源物质的解毒代谢中起重要的作用。植物次生物质、杀虫剂、除草剂和其他异源物质都可作为该酶的底物。

谷胱甘肽 S-转移酶在昆虫对杀虫剂的解毒中起着重要的作用（Ku *et al*.，1994；Prapanthadara *et al*.，2000）。许多研究表明谷胱甘肽 S-转移酶活性可以被杀虫剂诱导，对杀虫剂有抗性的昆虫种群比敏感种群的谷胱甘肽 S-转移酶活性高（Reidy *et al*.，1990；Ku *et al*.，1994）。能够被谷胱甘肽 S-转移酶代谢的杀虫剂包括有机磷、有机氯和氨基甲酸酯类等杀虫剂（Lagadic *et al*.，1993；Feng *et al*.，

基金项目：国家重大基础研究“973”项目（G2000016207）；国家自然科学基金项目（39770505）
作者简介：陈凤菊，女，1976 年生，博士研究生，从事昆虫毒理学和抗药性研究，E-mail：fengjuch@sina.com
* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：gaoxiwu@263.net
收稿日期 Received：2003-01-23；接受日期 Accepted：2003-08-18

2001）。拟除虫菊酯类杀虫剂虽然不能被谷胱甘肽S-转移酶代谢，但最近的研究表明它们也能诱导谷胱甘肽S-转移酶活性提高（Kostaropoulos *et al*.，2001；Vontas *et al*.，2002）。谷胱甘肽S-转移酶也参与植食性昆虫对植物次生物质的抗性，并可被诱导（Hedin *et al*.，1988；Yu，1996）。除解毒作用外，谷胱甘肽S-转移酶在昆虫中也可能有其它的生理功能（Rogers *et al*.，1999；Feng *et al*.，2001）。

高希武等（1997）和董向丽等（1998a，1998b）研究了植物次生物质槲皮素、芸香苷和2-十三烷酮对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶的诱导作用及其与杀虫剂敏感度的关系。我们研究了植物次生物质单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶活性发育期变化趋势的影响以及诱导的时间效应和剂量效应，明确了单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶活性的影响，并探讨了单宁酸对棉铃虫的作用机制，以期为棉铃虫的治理提供依据。

1　材料与方法

1.1　化学试剂

1-氯-2，4-二硝基苯（CDNB）、还原性谷胱甘肽（GSH）、单宁酸和牛血清白蛋白为Sigma公司产品；苯甲基磺酰氟（PMSF）购自德国Merk公司；二硫苏糖醇（DTT）为美国Promega公司产品；甲基对硫磷和溴氰菊酯均为90%以上的原药。其他试剂均为国产分析纯。

1.2　供试虫源

采自河北省邯郸的棉铃虫种群用人工饲料饲养50代左右。光照16 h，温度（26±1)℃，相对湿度75%。

1.3　酶液制备

棉铃虫解剖参照于彩虹等（2002）方法。棉铃虫整体或解剖的中肠或脂肪体用含1 mmol/L乙二氨四乙酸二钠盐（EDTA）的0.1 mol/L的磷酸缓冲液（pH 6.5）（缓冲液用前加PMSF和DTT至终浓度为1 mmol/L）匀浆，4℃、10 000×g离心20 min，上清液用滤纸抽滤两次，滤液保存于－85℃冰箱或直接用于测定。

1.4　谷胱甘肽S-转移酶活性测定

参照Habig等（1976）方法。反应体系中CDNB和GSH的终浓度均为1 mmol/L。每组样品活性测定至少重复3次。蛋白质含量测定参照Bradford（1976）考马斯亮蓝G-250方法，以牛血清白蛋白做标准曲线。

1.5　生物测定方法

采用毛细管点滴法。选择8～12 mg、大小一致的棉铃虫3龄幼虫作为供试虫源，以丙酮为空白对照，每个处理3个重复，每个重复10头幼虫，48 h后检查幼虫死亡率。对照死亡率小于5%为有效测定，用POLO软件计算LD_{50}值和毒力回归方程*b*值。

2　结果与分析

2.1　单宁酸对棉铃虫各发育期谷胱甘肽S-转移酶活性的影响

单宁酸对棉铃虫各发育期谷胱甘肽S-转移酶活性的影响见图1。由图可见，棉铃虫各个发育阶段的谷胱甘肽S-转移酶活性不同。正常情况下，棉铃虫卵期（E1）的谷胱甘肽S-转移酶活性最低，进入幼虫期后酶活性基本呈上升趋势，5龄和6龄幼虫的酶活性达到最高，蛹期活性下降，成虫期活性又迅速上升，达到与6龄幼虫相当的活性水平。用含有0.005%单宁酸的人工饲料饲喂棉铃虫初孵幼虫后，其谷胱甘肽S-转移酶的比活力变化规律与对照有所不同。从1龄到4龄幼虫，谷胱甘肽S-转移酶的比活力逐渐升高，除3龄外与对照差别不大。但4龄后谷胱甘肽S-转移酶的比活力反而降低，存在明显的抑制作用。处理后蛹期和成虫期与对照相比没有明显差别，卵期活性稍有增加。用含0.005%的单宁酸饲养棉铃虫，其谷胱甘肽S-转移酶活性除了在3龄幼虫期表现明显的诱导作用外，其它发育阶段呈抑制作用或没有明显变化。值得注意的是，对照种群在5龄和6龄幼虫以及成虫期活性有2个峰，但单宁酸处理后，由于5龄和6龄幼虫的谷胱甘肽S-转移酶活性受到明显的抑制，只在成虫期有1个活性高峰。

2.2　单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶活性影响的剂量效应

用含有0.005%～1%单宁酸的饲料饲喂5龄棉铃虫幼虫，3天后取6龄老熟幼虫解剖出中肠和脂肪体，分别测定其谷胱甘肽S-转移酶比活力。图2显示不同剂量的单宁酸对棉铃虫幼虫谷胱甘肽S-转移酶活性的影响。低剂量的单宁酸（0.005%）对中肠和脂肪体谷胱甘肽S-转移酶都表现诱导效应，比活力分别为对照的1.19和1.24倍。0.01%

以上的剂量对中肠谷胱甘肽 S-转移酶都有明显的抑制作用，对脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶也有一定的抑制作用，但与对照相比差异均不显著。低剂量的诱导效应说明棉铃虫对单宁酸存在解毒机制，即谷胱甘肽 S-转移酶活性的诱导增加增强了对单宁酸的代谢，这可能是棉铃虫对外界刺激的一种适应机制。但随着浓度的提高，单宁酸对棉铃虫的毒害作用增强，棉铃虫的正常生长发育受阻，即幼虫龄期延长，体重下降，棉铃虫的适应能力包括生理代谢可能也受影响，谷胱甘肽 S-转移酶的活力不但没有升高，反而有所下降。

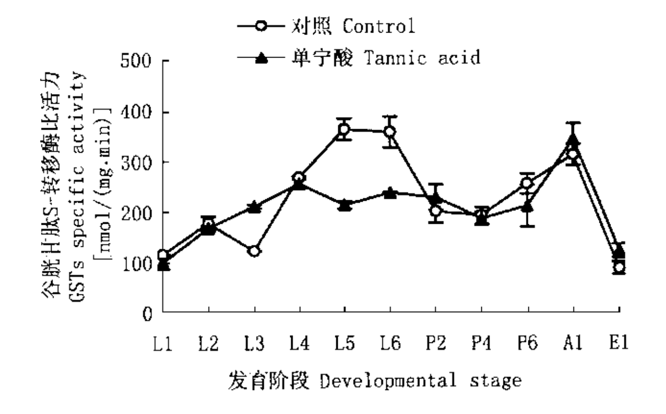


图 1 对照及单宁酸处理后棉铃虫各发育期谷胱甘肽 S-转移酶的比活力

Fig.1 Developmental changes of GSTs specific activity in strains of cotton bollworms fed on diet with or without tannic acid

L1 ~ L6：1 ~ 6 龄幼虫 1st to 6th instars;

P2 ~ P6：2 ~ 6 天蛹 2 to 6 days old pupae;

A1：1 天成虫 One day old adult；E1：1 天卵 One day old egg.

图 2 不同浓度的单宁酸对棉铃虫 6 龄幼虫谷胱甘肽 S-转移酶比活力的影响

Fig.2 Changes of GSTs specific activity dependent on dosage of tannic acid in 6th instar larvae of cotton bollworms

2.3 单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶影响的时间效应

用 0.1% 单宁酸处理不同时间后，分别测定棉铃虫 6 龄老熟幼虫中肠和脂肪体的谷胱甘肽 S-转移酶比活力。结果（图 3）表明，短时间处理（24 h 后）对棉铃虫中肠和脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶均表现诱导作用，分别为对照的 1.15 和 1.41 倍。脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶在处理 48 h 后达到诱导高峰，诱导增加 56%，处理 96 ~ 168 h 后也出现诱导效应，但谷胱甘肽 S-转移酶活性增加的幅度减小。处理 24 ~ 72 h 后，中肠谷胱甘肽 S-转移酶活性逐渐降低，但随着处理时间的增加，酶的活性又开始升高，恢复到与对照相当的水平。从整体来看，昆虫取食单宁酸之后，中肠和脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶活性都有诱导增加的趋势。

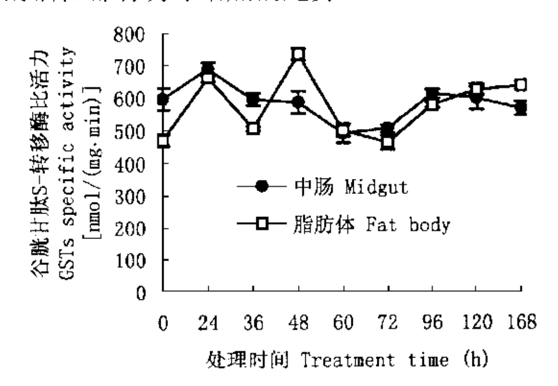


图 3 单宁酸对棉铃虫幼虫谷胱甘肽 S-转移酶诱导的时间效应

Fig.3 Changes of GSTs specific activity in different time in the larvae of cotton bollworms treated by tannic acid

2.4 单宁酸连续处理多代对棉铃虫 6 龄幼虫谷胱甘肽 S-转移酶比活力的影响

在 0.005% ~ 0.05%（湿重比）的浓度下，用单宁酸连续处理棉铃虫幼虫 4 代，表 1 显示出谷胱甘肽 S-转移酶比活力的变化。F_1 代处理的剂量为 0.005%，中肠谷胱甘肽 S-转移酶比活力稍有降低，对脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶比活力影响不大。F_2 代，剂量增加，对中肠谷胱甘肽 S-转移酶比活力的抑制作用比 F_1 代明显，对脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶的抑制作用更为明显，比活力仅为对照的 45%。F_3 代，虽然剂量增加，但对中肠和脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶活性的抑制作用与 F_2 代相似。F_4 代处理的剂量为 F_1 代的 10 倍，中肠谷胱甘肽 S-转移酶比活力有较强的抑制作用，但脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶比活力与对照无显著差异。棉铃虫中肠谷胱甘肽 S-转移酶随单宁酸剂量的增加和饲养代数的增多，其抑制作用也逐渐增加，但脂肪体谷

胱甘肽 S-转移酶抑制作用出现较晚，而且 F_3 代后抑制作用又减弱，到 F_4 代恢复到对照水平。用单宁酸处理后，对 $F_1 \sim F_4$ 代棉铃虫幼虫谷胱甘肽 S-转移酶活性均表现一定程度的抑制作用，从而可能降低了虫体内解毒酶对单宁酸的代谢解毒。

2.5　经单宁酸连续处理多代后棉铃虫对杀虫剂的敏感性

单宁酸处理的 F_4 代棉铃虫种群和对照种群对甲基对硫磷和溴氰菊酯的生物测定结果见表 2。由表可知，棉铃虫对溴氰菊酯的 LD_{50} 值下降，说明棉铃虫对溴氰菊酯的敏感性增加。但对甲基对硫磷的 LD_{50} 值的 95% 置信限与对照有重叠，说明二者没有明显的差异。处理种群毒力回归方程的 b 值都比对照低，说明单宁酸处理引起种群对药剂反应的异质性增加。由于单宁酸处理剂量较高，对棉铃虫的生长发育有抑制作用，对棉铃虫有较高的毒性。另外由于单宁酸对棉铃虫包括谷胱甘肽 S-转移酶在内的一些解毒酶的抑制作用，可能降低了棉铃虫对杀虫剂的代谢能力。

表 1　单宁酸连续处理棉铃虫 4 代后对其 6 龄幼虫谷胱甘肽 S-转移酶比活力的影响

Table 1　Changes of GSTs specific activity among the sixth instar larvae of $F_1 - F_4$ generations after treatment with tannic acid

代数 Generation	剂量（%） Dosage	组织 Tissues	谷胱甘肽 S-转移酶比活力 GSTs specific activity [nmol/(mg·min)] (mean ± *SD*)	
			对照 Control	单宁酸 Tannic acid
F_1	0.005	中肠 Midgut	404.95 ± 27.81	344.74 ± 13.31*
		脂肪体 Fat body	326.05 ± 20.71	313.52 ± 36.35
F_2	0.01	中肠 Midgut	376.95 ± 6.37	277.17 ± 9.87**
		脂肪体 Fat body	223.12 ± 10.85	100.04 ± 2.70**
F_3	0.02	中肠 Midgut	418.43 ± 25.62	245.80 ± 13.00**
		脂肪体 Fat body	200.78 ± 14.76	174.80 ± 13.80*
F_4	0.05	中肠 Midgut	451.88 ± 9.09	279. 54 ± 8.74**
		脂肪体 Fat body	331.10 ± 9.63	315.08 ± 15.02

* 表示与对照相比在 0.05 水平上差异显著（$P < 0.05$）Significant difference between treatment and control（$P < 0.05$）.

* * 表示与对照相比在 0.01 水平上差异显著（$P < 0.01$）Significant difference between treatment and control（$P < 0.01$）.

表 2　棉铃虫取食单宁酸后对两种杀虫剂的敏感性

Table 2　Effects of tannic acid on the susceptibility of larvae of cotton bollworms to insecticides

药剂 Insecticides	品系 Strains	回归方程 b 值 Slope	LD_{50}（μg/头）(95% 置信限) LD_{50}（μg/larvae）(95% CL)
甲基对硫磷	对照 Control	1.859 ± 0.298	0.2578（0.1882 ~ 0.4106）
Parathion-methyl	单宁酸 Tannic acid	1.178 ± 0.261	0.2421（0.1462 ~ 0.6482）
溴氰菊酯	对照 Control	3.344 ± 0.448	0.0222（0.0176 ~ 0.0259）
Deltamethrin	单宁酸 Tannic acid	1.415 ± 0.279	0.0152（0.0047 ~ 0.02）

3　讨论

3.1　植物次生物质与昆虫谷胱甘肽 S-转移酶的关系

因为许多植物次生物质是谷胱甘肽 S-转移酶的底物，植食性昆虫中的谷胱甘肽 S-转移酶可能参与对取食过程中遇到的植物次生物质的解毒（Wadleigh and Yu，1987）。另外，植物次生物质也是谷胱甘肽 S-转移酶的诱导物，它们对植食性昆虫谷胱甘肽 S-转移酶的诱导作用已有许多报道（Lee，1991；Yu，1996；高希武等，1997；Yu，1999）。

与其他植物次生物质一样，单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶的诱导作用具有明显的剂量效应、时间效应和组织特异性。低剂量的单宁酸（0.005%）对中肠和脂肪体的谷胱甘肽 S-转移酶活性均表现明显的诱导作用，而高于此剂量则表现抑制作用或没有明显影响。0.1% 的浓度处理棉铃虫，短时间内（24 h）中肠和脂肪体谷胱甘肽 S-转移酶活性都被诱导增加，此后都有下降又升高的变化趋势。单宁酸连续多代处理棉铃虫幼虫，谷胱甘肽 S-转移酶活性也基本呈抑制作用。用单宁酸低剂

量、短时间处理棉铃虫幼虫，谷胱甘肽S-转移酶出现诱导增加可能是昆虫的一种应急性适应，增加了对次生物质的解毒代谢。但处理剂量增加或时间延长，反而抑制了酶的活性，昆虫对次生物质的适应性也下降。植物次生物质对不同种类的昆虫的效应也不相同。如董钧锋等（2002）研究发现烟碱和辣椒素对烟青虫谷胱甘肽S-转移酶有显著的诱导作用，番茄苷则对其有抑制作用，而烟碱、番茄苷、辣椒素和棉酚对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶均无显著影响。

诱导引起谷胱甘肽S-转移酶活性的增加可能有两种机制。一种是昆虫体内原有的谷胱甘肽S-转移酶一种或多种同工酶过量表达，另一种是诱导合成新的同工酶。许多研究表明昆虫谷胱甘肽S-转移酶的诱导是量的增加而非质的变化（Hayaoka and Dauterman，1982；Reidy *et al*.，1990）。然而花椒毒素诱导草地粘虫脂肪体出现两种新的谷胱甘肽S-转移酶同工酶（Yu，1999）。单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶诱导的机制可能是第一种机制，研究结果将另文发表。昆虫中谷胱甘肽S-转移酶诱导的分子机制还不清楚，但现有的研究结果表明诱导主要发生在转录水平（Yu，1996）。

3.2 谷胱甘肽S-转移酶的变化规律

谷胱甘肽S-转移酶活性在昆虫各个发育时期都存在，但可能随发育期的变化而变化，不同昆虫的变化趋势也可能不同。如羊丽蝇 *Lucilia cuprina* 的谷胱甘肽S-转移酶活性在蛹期达到高峰，成虫期活性下降至蛹期的15%（Kotze and Rose，1989）。黄猩猩果蝇 *Drosophila melanogaster* 谷胱甘肽S-转移酶对CDNB的活性在卵期最高，成虫期最低（Hunaiti *et al*.，1995）。云杉卷叶蛾 *Choristoneura fumiferana* 的谷胱甘肽S-转移酶的mRNA和蛋白在6龄幼虫中表达量达到峰值，在蛹期检测不到。发育期表达的模式表明昆虫谷胱甘肽S-转移酶除参与解毒外可能还有其它作用（Feng *et al*.，2001）。

本研究发现谷胱甘肽S-转移酶活性随棉铃虫发育期不同而有明显变化。卵期活性最低，5龄和6龄幼虫的活性最高，蛹期活性下降，但成虫期活性升高，几乎达到与末龄幼虫相当的酶活力水平。这与张常忠等（2001）的结果稍有不同。0.005%的单宁酸对棉铃虫发育期谷胱甘肽S-转移酶活性的变化规律也有一些影响，主要表现为对5龄和6龄幼虫谷胱甘肽S-转移酶活性的抑制作用，比活力分别为对照的59%和67%。

棉铃虫1龄幼虫取食0.1%的单宁酸，生长发育明显减慢，而取食同样剂量的6龄幼虫，却能够正常发育。这说明随着幼虫的生长，它们对单宁酸的适应性也在增加。Hedin等（1988）的研究也表明棉铃虫幼虫对棉酚的抗性随棉铃虫的发育而增加。这种适应能力可能是因为Mullin（1985）所报道的机制。他认为昆虫通过诱导解毒酶如多功能氧化酶、水解酶和酯酶的合成来适应植物次生物质。本研究证实解毒酶谷胱甘肽S-转移酶的酶活力随着龄期的增加而显著增加，这说明谷胱甘肽S-转移酶在对植物次生物质的代谢解毒方面也起着重要作用。

3.3 单宁酸对棉铃虫的作用机制

植物体内具有抗虫性的植物次生物质主要有萜烯类、黄酮类和单宁类化合物。单宁类化合物是棉花中重要的抗生性物质，现已被证明具有多抗性（姜永幸和郭予元，1996；武予清和郭予元，2001）。单宁在棉花中以两种方式存在，即缩合单宁和水解单宁。水解单宁的毒性及引起昆虫拒食的效应比缩合单宁高5~10倍。Chan等（1978）的研究结果表明缩合单宁的抗虫阈值介于0.1%~0.2%之间，单宁酸比缩合单宁对棉铃虫生长的抑制效果更强。我们的研究发现人工饲料中单宁酸的含量在0.1%以上时对棉铃虫1龄幼虫表现明显的抑制作用，龄期延长并有拒食作用。0.5%以上的剂量甚至导致棉铃虫的死亡。

单宁对昆虫的作用机制目前尚无定论，可能的机制有以下几点：与昆虫中肠肠壁蛋白质结合，影响中肠的渗透性和对营养物质的吸收；降低中肠消化酶的活性及降低血淋巴及蛋白质含量等（姜永幸和郭予元，1996）。我们的研究结果表明单宁酸抑制了棉铃虫的取食，幼虫的生长发育缓慢，体重下降，高浓度的单宁酸甚至导致棉铃虫的死亡。单宁酸对棉铃虫解毒酶谷胱甘肽S-转移酶的活性有一定程度的抑制作用。解毒酶活性的降低可能影响了棉铃虫对单宁酸的解毒代谢，因此增加了单宁酸对棉铃虫的毒害作用。另外，我们的研究还发现单宁酸处理后棉铃虫幼虫谷胱甘肽S-转移酶的活性降低，棉铃虫对溴氰菊酯的敏感性也增加，说明单宁酸通过影响棉铃虫体内解毒酶的活性间接影响了棉铃虫对杀虫剂的抵抗能力。在许多其它昆虫中也发现了寄主植物或植物次生物质能够影响昆虫对杀虫剂的敏感度（Loganathan and Gopalan，1985；谭维嘉和赵焕香，1990；董向丽等，1998b）。

参 考 文 献 (References)

Bradford M M, 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein using the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72: 248 – 254.

Chan B G, Waiss A C, Binder R G, Elliger C A, 1978. Inhibition of lepidopterous larval growth by cotton constituents. *Entomol. Exp. Appl.*, 24: 94 – 100.

Dong J F, Zhang J H, Wang C Z, 2002. Effects of plant allelochemicals on nutritional utilization and detoxification enzyme activities in two *Helicoverpa* species. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (3): 296 – 300. [董钧锋，张继红，王琛柱，2002. 植物次生物质对烟青虫和棉铃虫食物利用及中肠解毒酶活性的影响. 昆虫学报，45 (3): 296 – 300]

Dong X L, Gao X W, Zheng B Z, 1998a. The effects of plant allelochemicals on glutathione S-transferases and acetylcholinesterase in cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hübner. *Acta Phytophy. Sin.*, 25 (1): 72 – 78. [董向丽，高希武，郑炳宗，1998a. 植物次生物质对棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶和乙酰胆碱酯酶的影响. 植物保护学报，25 (1): 72 – 78]

Dong X L, Gao X W, Zheng B Z, 1998b. The effects of plant allelochemicals on the insecticide tolerance in cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hübner. *Acta Entomol. Sin.*, 41 (Suppl.): 111 – 116. [董向丽，高希武，郑炳宗，1998b. 植物次生物质诱导作用对杀虫剂毒力影响研究. 昆虫学报，41 (增刊): 111 – 116]

Feng Q L, Davey K G, Pang A S D, Ladd T R, Retnakaran A, Romkins B L, Zheng S, Palli S R, 2001. Developmental expression and stress induction of glutathione S-transferases in the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *J. Insect Physiol.*, 47: 1 – 10.

Gao X W, Dong X L, Zheng B Z, Chen Q, 1997. Glutathione S-transferases (GSTs) in cotton bollworms: induction of insecticides and allelochemicals and detoxification of insecticides by glutathione S-transferasess. *Acta Entomol. Sin.*, 40 (2): 122 – 127. [高希武，董向丽，郑炳宗，陈青，1997. 棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶 (GSTs): 杀虫药剂和植物次生性物质的诱导与谷胱甘肽 S-转移酶对杀虫药剂的代谢. 昆虫学报，40 (2): 122 – 127]

Habig W H, Pabst M J, Jakoby W B, 1976. Glutathione S-transferases AA from rat liver. *Arch. Biochem. Biophys.*, 175: 710 – 716.

Hayaoka T, Dauterman W C, 1982. Induction of glutathione S-transferases by phenobarbital and pesticides in various housefly strains and its effect on toxicity. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 17: 113 – 119.

Hedin P A, Parrott W L, Jenkins J N, Mulrooney J E, Menn J J, 1988. Elucidating mechanisms of tobacco budworm resistance to allelochemicals by dietary tests with insecticide synergist. *Pestic Biochem. Physiol.*, 32: 55 – 61.

Hunaiti A A, Elbetieha A M, Obeidat M A, Owais W M, 1995. Developmental studies on *Drosophila melanogaster* glutathione S-transferases and its induction by oxadiazolone. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 25 (10): 1 115 – 1 119.

Jiang Y X, Guo Y Y, 1996. Allelochemicals in cotton and mechanisms of resistance in cotton. Progress in Plant Protection in China. Beijing: China Scientech Press. 451 – 457. [姜永幸，郭予元，1996. 棉花中次生代谢物质与棉花抗性机制的研究. 中国植物保护研究进展. 北京：中国科学技术出版社. 451 – 457]

Kostaropoulos I, Papadopoulos A I, Metaxakis A, Boukouvala E, Papadopoulou-Mourkidou E, 2001. Glutathione S-transferasess in the defence against pyrethroids in insects. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 31: 313 – 319.

Kotze A C, Rose H A, 1989. Purification and properties of glutathione S-transferasess from the larvae of the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina*. *Insect Biochem.*, 19: 703 – 713.

Ku C C, Chiang F M, Hsin C Y, Yao Y E, Sun C N. 1994. Glutathione transferases isozymes involved in insecticide resistance of diamondback moth larvae. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 50: 191 – 197.

Lagadic L, Cuany A, Berge J B, Echaubard M, 1993. Purification and partial characterization of glutathione S-transferasess from insecticide-resistant and lindane-induced susceptible *Spodoptera littoralis* (Biosd.) larvae. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 23 (4): 467 – 474.

Lee K, 1991. Glutathiones S-transferase activities in phytophagous insects: induction and inhibition by plant phototoxins and phenols. *Insect Biochem.*, 21 (4): 353 – 361.

Loganathan M, Gopalan M, 1985. Effect of host plants on the susceptibility of *Heliothis armigera* to insecticides. *Indian J. Plant Prot.*, 13: 1 – 4.

Mullin C A, 1985. Detoxification enzyme relationships in arthropods of differing feeding strategies. In: Hedin P A ed. Bioregulators for Pest Control Amer. Chem. Soc. Symposium. Series. No. 276. Amer. Chem. Soc., Washington, DC. 267.

Prapanthadara L, Promter N, Koottathep S, Somboon P, Ketterman A J, 2000. Isoenzymes of glutathione S-transferasess from the mosquito *Anopheles dirus* species B: the purification, partial characterization and interaction with various insecticides. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 30: 395 – 403.

Reidy G F, Rose H A, Visetson S, Murray M, 1990. Increased glutathione S-transferase activity and glutathione content in an insecticide-resistant strain of *Tribolium castaneum* (Herbst). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 36: 269 – 276.

Rogers M E, Jani M K, Vogt R G, 1999. An olfactory-specific glutathione-S-transferases in the sphinx moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.*, 202: 1 625 – 1 637.

Tan W J, Zhao H X, 1990. Changes of susceptibility of cotton bollworms fed on different hosts to deltamethrin. *Acta Entomol. Sin.*, 33 (2): 155 – 160. [谭维嘉，赵焕香，1990. 取食不同寄主植物的棉铃虫对溴氰菊酯敏感性的变化. 昆虫学报，33 (2): 155 – 160]

Vontas J G, Small G J, Nikou D C, Ranson H, Hemingway J, 2002. Purification, molecular cloning and heterologous expression of a glutathione S-transferases involved in insecticide resistance from the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Biochem. J.*, 362: 329 – 337.

Wadleigh R W, Yu S J, 1987. Glutathione transferases activity of fall armyworm larvae toward α, β-unsaturated carbonyl allelochemicals and its induction by allelochemicals. *Insect Biochem.*, 17: 759 – 764.

Wu Y Q, Guo Y Y, 2001. Resistance potential of tannic-flavone chemicals in cotton. *Acta Ecol. Sin.*, 21 (1): 286 – 289. [武予清，郭予元，2001. 棉花单宁-黄酮类化合物对棉铃虫的抗性潜力. 生态学报，21 (1): 286 – 289]

Yu C H, Gao X W, Zheng B Z, 2002. Induction of cytochrome P450 by 2-tridecanone in *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (1): 1-7. [于彩虹, 高希武, 郑炳宗, 2002. 2-十三烷酮对棉铃虫细胞色素 P450 的诱导作用. 昆虫学报, 45 (1): 1-7]

Yu S J, 1996. Insect glutathione S-transferasess. *Zool. Studies*, 35 (1): 9-19.

Yu S J, 1999. Induction of new glutathione S-transferases isozymes by allelochemicals in the fall armyworm. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 63: 163-171.

Zhang C Z, Gao X W, Zheng B Z, 2001. Glutathione S-transferasess (GSTs) in *Helicoverpa armigera*: subcellular and tissue distribution of activity, developmental changes and induction of allelochemicals. *Chinese J. Pestic. Sci.*, 3 (1): 30-35. [张常忠, 高希武, 郑炳宗, 2001. 棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶的活性分布和发育期变化及植物次生物质的诱导作用. 农药学报, 3 (1): 30-35]